

УДК 599.4:591.473

М. Ф. Ковтун

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА ПОДКОВОНОСОВ (CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)

Исследования по миологии рукокрылых немногочисленны (Humphry, 1869; Macalister, 1972; Maisonneuve, 1878; Levy, 1912; Vaughan, 1959, 1966, 1970; Struhsaker, 1961; Norberg, 1968, 1972), а данные по мускулатуре Rhinolophidae имеются лишь в работе Макалистера. Среди рукокрылых, изученных Макалистером, лишь *Rhinolophus ferrumequinum* характерен для фауны СССР. Однако данные Макалистера неполные, а сведений об особенностях мускулатуры *Rh. ferrumequinum* вообще нет. Воган (Vaughan, 1970) приводит данные о строении скелета и мышц *Hypposideros armiger* — вида, близкого к подковоносам.

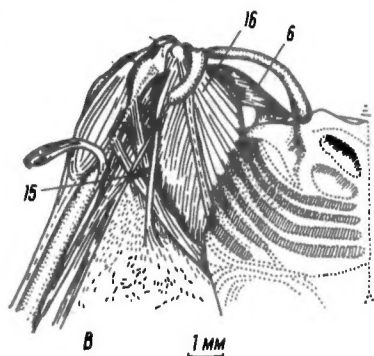
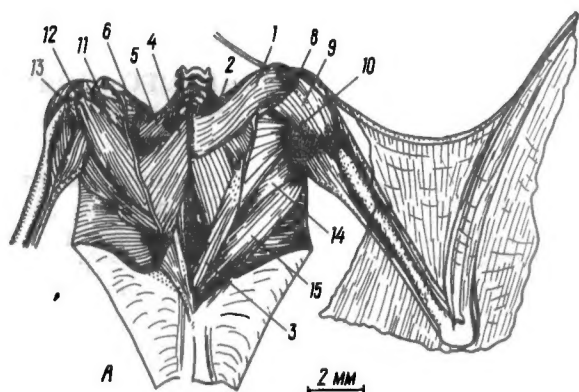
В работе представлены результаты изучения мускулатуры плечевого пояса подковоносов фауны СССР. Всего исследовано 20 подковоносов шести видов: *Rhinolophus hipposideros* Besh. (фонды Зоомузея Института зоологии АН УССР и материал автора) — 4; *Rh. blasii* Pet. (фонды ЗИН АН СССР) — 2; *Rh. euryale* Blas. (фонды Зоомузея Института зоологии АН УССР) — 2; *Rh. mehelyi* Matsch. (фонды ЗИН АН СССР, Ереванский университет) — 4; *Rh. ferrumequinum* Schreb. (материал автора) — 6; *Rh. bocharicus* Kastsch. et Akim. (фонды ЗИН АН СССР) — 2\*. Весь материал фиксирован 70%-ным спиртом. Препарировали под бинокулярной лупой МБС-2 и попутно производили промеры скелета, мышц и сухожилий, взвешивали все мышцы на торсионных весах и делали зарисовки. Для удобства изложения материала все мышцы, действующие на крыло, разделены нами на три группы: мышцы, берущие начало на туловище и оканчивающиеся на лопатке; мышцы, берущие начало на туловище и лопатке и оканчивающиеся на проксимальной трети плечевой кости, и мышцы свободной конечности. Названия мышц приводятся по общепринятой для млекопитающих терминологии. Когда речь идет о мышцах, характерных только для рукокрылых, нами использована терминология Вогана (1959). Относительный вес мускулов дается в процентах от суммарного веса мышц, действующих на грудную конечность (G).  $G = \sum_{i=1}^n \cdot p_i$  ( $i=1+2+3+\dots+n$ ), где  $p_i$  — вес  $i$  мышцы,  $n$  — количество мышц.

### Мышцы, берущие начало на туловище и заканчивающиеся на лопатке

*M. acromiotrapezius* (рисунок) начинается от межкостистой связки и остистых отростков 1—3-го (иногда и 4-го) грудных позвонков, оканчивается на акроминальном отростке лопатки и на части связки, идущей

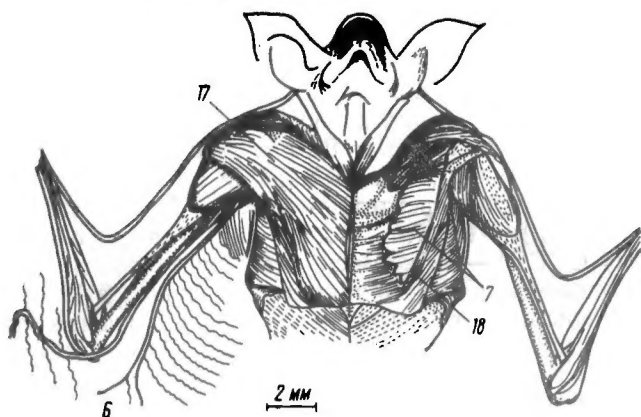
\* Автор признателен И. М. Громову, Н. Н. Щербаку, К. А. Татаринovu, П. П. Стрелкову, В. И. Абеленцеву, Ю. И. Крочко и Э. Г. Явруяну за предоставленный материал и помощь в добывании животных.

шей вдоль ости лопатки. Мышцу плоский, краниальный край его утолщен. У подковоноса малого начало смещено краниально (от остистых отростков 1—2-го грудных позвонков), у подковоноса Мегели оно простирается более каудально (от остистых отростков 1—4-го грудных позвонков). Мышца развит примерно одинаково у всех подковоносов,



**Мышцы плечевого пояса подковоноса большого:**

*A* — вид с дорсальной стороны; *B* — вид с вентральной стороны; *B* — вид с вентральной стороны после удаления грудных мышц и зубчатого вентрального мускула; 1 — *m. acromiotrapius*; 2 — *m. clavotrapius*; 3 — *m. spinotrapius*; 4 — *m. rhomboideus*; 5 — *m. levator scapulae*; 6 — *m. serratus anterior*; 7 — *m. serratus ventralis*; 8 — *m. clavodeltoideus*; 9 — *m. acromiodeltoideus*; 10 — *m. spinodeltoideus*; 11 — *m. supraspinatus*; 12 — *infraspinatus*; 13 — *m. teres minor*; 14 — *m. teres major*; 15 — *m. latissimus dorsi*; 16 — *m. subscapularis*; 17 — *m. pectoralis (p. posterior)*; 18 — *m. pectoralis abdominalis*.



вес составляет 2,85—3,55% от *G*. Он тянет лопатку дорсомедиально и участвует в подъеме крыла.

*M. chavotrapius* начинается на остистом отростке 1-го грудного позвонка мощным сухожилием, прикрепляется на дорсальной и каудальной поверхностях дистальной трети ключицы. Мышца расширяется дистально, имеет форму треугольника. У подковоносов он хорошо дифференцирован и обнаруживает связь с предыдущим мышцом лишь в проксимальной трети. Его вес немного меньше половины веса *m. acromiotrapius*. Этот мышца является антагонистом *m. clavodeltoideus* и *m. subclavius* и вместе с ними обеспечивает стабилизацию ключицы при полете.

*M. spinotrapius* начинается мышечно от межостистой связки и остистых отростков 1—3-го поясничных позвонков, а также тонким апоневрозом от остистых отростков 10—11-го грудных позвонков, прикрепляется апоневрозом вдоль медиального края лопатки, доходя до ости, и частично к фасции *m. rhomboideus*. Тонкий и плоский мышца, его проксимальная часть шире дистальной. У подковоносов малого и

Мегели он начинается от остистых отростков 1—2-го поясничных и 9—11-го грудных позвонков. Строение его сходно у всех подковоносов, вес составляет примерно 0,85—0,95% от G. Мышкул тянет лопатку медиально и каудально, участвуя в начале взмаха вверх.

*M. rhomboideus* начинается от межостистой связки и остистых отростков 1—5-го грудных позвонков, прикрепляется вдоль медиального края лопатки каудальнее ости лопатки. Плоский, тонкий мышкул неправильной ромбовидной формы. У подковоноса малого он относительно меньше, чем у других видов и начинается от 1—3-го грудных позвонков (вес 1,13% от G). У других подковоносов строение этого мускула примерно одинаково, вес составляет 1,20—1,55% от G. Мышкул тянет лопатку медиально, участвуя в завершении движения крыла вверх.

*M. levator scapulae* начинается двумя сухожильными тяжами на концах поперечных отростков 5-го и 6-го шейных позвонков, прикрепляется на протяжении 3 мм медиального края лопатки, краниальнее ее ости. Тонкий, лентообразный мышкул. Топография и строение его сходны у всех подковоносов. Нескoлько сильнее развит у подковоноса Блазиуса: его вес составляет 1,02% от G, а у остальных видов — 0,85—0,94% от G. Мышкул тянет медиальный край лопатки краниально.

*M. serratus anterior* начинается на передней поверхности 1-го ребра, прикрепляется на протяжении проксимальных  $\frac{2}{5}$  медиального и медиальной половины переднего краев лопатки. Короткий и толстый мышкул. Топография, строение и степень развития сходны у всех подковоносов. Вес составляет 3,22—3,32% от G. Мышкул тянет лопатку вперед и вентрально.

*M. serratus ventralis* начинается 7—8 зубцами от края латерального отростка рукоятки грудины, наружной поверхности 2—6-го ребер (латеральнее границы реберных хрящей), далее линия начала идет по реберной дуге, доходя до дистального конца 11-го (10-го) ребра. Конвергирующие мышечные пучки прикрепляются вдоль латерального края лопатки, включая и каудальный угол лопатки, а также частично — к фасции подлопаточного мускула. Мышкул состоит из пучков толстых мышечных волокон, которые идут параллельно ребрам. Топография и строение сходны у всех подковоносов. Это самый сильный мышкул из описанной группы и второй по величине мышкул тела. У исследованных видов его вес составляет 14,20—14,90% от G. Он тормозит движение крыла вверх (на вершине взмаха вверх) и начинает движение крыла вниз, воздействуя на лопатку. В силу различной длины мышечных волокон первыми в работу вступают передние мышечные пучки, а затем последовательно вовлекаются все остальные.

#### Мышцы, начинающиеся на туловище и лопатке и оканчивающиеся на плечевой кости

*M. clavodeltoideus* начинается вдоль вентральной поверхности дистальной четверти ключицы, прикрепляется на проксимальной трети пекторального гребня плечевой кости. Мышкул у подковоносов плохо дифференцирован, и не всегда можно установить границу между ним и передней порцией грудного мускула. Очевидно, поэтому вес *m. clavodeltoideus* варьирует больше (от 0,85% у подковоноса большого до 3,49% у подковоноса Блазиуса), чем вес других мышц. Мышкул разгибает и в разогнутом состоянии слегка прогибает плечо.

*M. acromiodeltoideus* начинается от акромиального отростка и от дистальных  $\frac{3}{4}$  ости лопатки, заканчивается на дорсальной поверхности плечевой кости. Линия прикрепления идет сначала вдоль пекторального

гребня, а затем поперек плечевой кости, доходит до края латеральной головки трехглавого мускула и здесь заканчивается, будучи удаленной на 8 мм от большого бугра. Топография, строение и степень развития мускула сходны у всех подковоносов. Вес составляет 2,66—3,10% от G. Мускул участвует в разгибании плеча и подъеме крыла.

*M. spinodeltoideus* начинается на медиальном крае лопатки позади ости и от части самой ости, расположенной ближе к медиальному краю лопатки, заканчивается сухожилием на протяжении 2—3 мм дорсальной поверхности плеча, отступая примерно на 4 мм от большого бугра. Мускул сходен у всех подковоносов и имеет постоянный вес — 2,20% от G. Он участвует в подъеме крыла (абдукции) и тянет его каудально.

*M. supraspinatus* начинается в предостной ямке и от связки, идущей вдоль ости лопатки, закрепляется сухожилием на верхушке большого бугра плеча. Топография, строение и степень развития мускула сходны у всех подковоносов. Вес равен 1,00—1,45% от G. Он участвует в разгибании плеча, а когда оно находится в разогнутом положении — может поднимать и супинировать крыло.

*M. infraspinatus* начинается от ости и медиального края лопатки, не доходя 2—3 мм до ее каудального угла, а также от дна заостренной ямки, заканчивается мощным сухожилием на большом бугре плечевой кости. Двуперистый мускул треугольной формы, сходен у всех подковоносов. Вес составляет 1,85—2,35% от G. Является ротатором плеча, а также поднимает и тянет каудально расправленное крыло.

*M. teres minor* начинается на дорсальной поверхности лопатки ближе к ее латеральному краю, каудальнее *tuberculum infraglenoidale*, заканчивается на большом бугре плечевой кости дистальнее предыдущего. У подковоносов этот мускул очень слабый и плотно прилежит к заостренному мускулу. Относительно сильнее развит у подковоноса малого, у которого он начинается более широко на латеральной половине каудального склона заостренной ямки. Очевидно, лишь у него он может принимать участие в флексии плеча. У подковоносов других видов роль его ничтожна и, по-видимому, он находится на пути редукции.

*M. teres major* начинается от каудального угла лопатки, дистальной трети латерального края и части дорсальной поверхности лопатки (соответствующей постлатеральной фасетке) прикрепляется на *tuberositas teres* плечевой кости. Топография, строение и степень развития мускула сходны у всех подковоносов. Вес составляет 1,15—1,75% от G. Он является флексором и отчасти ротатором плеча.

*M. latissimus dorsi* начинается от межостной связки и остистых отростков на протяжении от 11-го грудного до 4-го поясничного позвонков. Дистально мускул раздваивается, одна часть его прикрепляется вместе с *m. teres major* на *tuberositas teres*, а другая — на дистальном конце гребня малого бугра, расстояние между обеими частями 3 мм. У подковоноса малого начало мускула смещено краниально на один позвонок. Строение мускула сходно у всех подковоносов, хотя степень развития не одинакова. Сильнее всего он развит у подковоноса большого (вес составляет 2,20% от G) наиболее слабо — у подковоноса малого (1,60% от G), у остальных видов его вес составляет 1,80—1,90% от G. Мускул сгибает и пронирует плечо. Кроме того, он, очевидно, может участвовать в начале взмаха вниз и тормозить его заключительную стадию.

*M. subscapularis* начинается от вентральной поверхности утолщенных краев и реберной поверхности лопатки, прикрепляется мощным сухожилием на малом бугре плеча. Трехперистый мускул, строение, топография и степень развития сходны у всех подковоносов. Вес состав-

ляет 10,17—10,80% от G. Поскольку малый бугор плечевой кости, на котором прикрепляется подлопаточный мускул, выступает проксимальнее головки плечевой кости, то сокращение мускула ведет к разгибанию плече-лопаточного сустава, а когда плечо находится в разогнутом состоянии мускул осуществляет движение крыла вниз.

M. pectoralis у подковоносов, как и у других летучих мышей, состоит из двух порций: передней (pars anterior) и задней (p. posterior). P. anterior начинается от проксимальных  $\frac{3}{4}$  ключицы и латерального отростка грудины и заканчивается на вентральной поверхности проксимальной трети пекторального гребня. P. posterior начинается от тела (киля) и рукоятки грудины, а также от стернальной части 2—6-го ребер и дистально — от фасции живота на протяжении 4 мм по реберной дуге. Прикрепляется на вентральной поверхности пекторального гребня. Это самый мощный мускул рукокрылых. У подковоносов передняя и задняя порции разделены нечетко, поэтому вес каждого из них часто различается даже у представителей одного вида. Однако относительный суммарный вес этих мускулов довольно близкий у всех подковоносов и составляет 33,00—34,50% от G. Отсутствие четких границ между двумя порциями грудного мускула говорит о том, что их функция сходная. Эти мускулы участвуют в опускании крыла, причем задняя порция играет основную роль.

M. pectoralis abdominalis начинается от фасции живота и заканчивается тонким апоневрозом на проксимальной части пекторального гребня плечевой кости, а иногда пучки его апоневроза идут к коракоидному отростку и фасции двуглавого мускула плеча. Тонкий лентообразный мускул дистально суживается и истончается, переходя на уровне дистальной трети в апоневроз. У подковоносов дистальная часть мускула может частично срастаться с задней порцией грудного мускула. Строение, топография и степень развития сходны у всех подковоносов. Вес составляет: у подковоноса малого — 0,65%, а у остальных — 0,85—1,00% от G. Мускул является флексором и пронатором плеча.

В настоящем сообщении мы рассмотрели мышцы, воздействующие на крыло посредством лопатки (первая группа) и — непосредственно (вторая группа), т. е. мышцы, обеспечивающие маховые движения крыльев. Поскольку описанные мышцы, в общем, имеют сходное строение и относительное развитие, то, очевидно, и летательные характеристики у подковоносов сходные. Некоторые отличия от общего плана свойственны подковоносу малому.

## ЛИТЕРАТУРА

- Humphry G. M. The Myology of the Limbs of Pteropus.—J. Anatomical and Phys., 1869, 13, p. 294—319.
- Levy S. Vergleichend anatomische und physiologische Untersuchungen über die Flugmuskulatur der Chiropteren und über die Morphologie des Rectus abdominis derselben.—Arch. Naturgesch., 1912, 78 (A), S. 30—63.
- Macalister A. B. The Myology of the Chiroptera.—Phil. Transact. Roy. Soc., 1872, 162, London, p. 125—171.
- Maisonneuve P. Traité de l'osteologie et de la myologie du Vespertilio murinus. Paris, 1878, 325 p.
- Norberg U. M. Functional Osteology and Myology of the wing of Plecotus auritus Linnaeus (Chiroptera).—Arkiv for Zoology, 1968, 22, N 5, p. 483—543.
- Norberg U. M. Functional Osteology and Myology of the Wing of the Dog-Faced Bat, Rousettus aegypticus (E. Geoffroy) (Mammalia, Chiroptera).—J. Morph. Tiere, 1972, 73, p. 1—44.
- Struhsaker T. T. Morphological factors regulating flight in bats.—Mammalogy, 1961, 42, N 2, p. 152—159.

- V a u g h a n T. A. Sunctional morphology of three bats: *E umops*, *Myotis*, *Macrotus*. Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., 1959, 12, p. 1—153.
- V a u g h a n T. A. Morphology and flight characteristic of molossid bats.—J. Mammalogy, 1966, 47, p. 249—260.
- V a u g h a n T. A. The muscular system. In: Biology of bats, vol. 1. New-York — London, 1970, p. 139—194.

Институт зоологии  
АН УССР

Поступила в редакцию  
13.XI 1974 г.

M. F. Kovtun

**COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE SHOULDER GIRDLE  
MUSCLES IN HORSESHOE BAT (CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)**

**S u m m a r y**

The article deals with the results of studies of the shoulder girdle musculature in six horseshoe bat species of the USSR fauna. A description of the musculature and weight characteristics of all muscles are given. A comparative analysis of these characters in the studied species is carried out.

Institute of Zoology, Academy of Sciences,  
Ukrainian SSR